

**Un groupement injustifié : la superfamille des Bresilioida.  
Remarques critiques sur le statut des familles réunies sous ce nom  
(Crustacea Decapoda Caridea)**

par Jacques FOREST \*

**Résumé.** — A la suite de la description d'une nouvelle espèce de Caride, *Bresilia corsicana* Forest et Cals, 1977, une étude critique de la famille et de la superfamille fondées sur le genre *Bresilia* Calman a été effectuée. Il apparaît que le second genre rattaché aux Bresiliidae, *Lucaya* Chace, 1939, est à transférer aux Disciadiidae. Quant à la superfamille des Bresilioida, elle ne forme pas un groupement naturel et l'auteur propose, en attendant une révision d'ensemble des rapports existant entre les diverses familles de Carides, de placer ou de replacer les Bresiliidae, les Disciadiidae et les Nematocarcinidae parmi les Oplophoroida, et les Eugonatonotidae et les Rhynchocinetidae parmi les Palaemonoida.

**Abstract.** — Following the description of a new Caridean species, *Bresilia corsicana* Forest and Cals, 1977, a critical review of the family and superfamily founded on the genus *Bresilia* Calman has been carried out. As a result, it appeared that the second genus included in the Bresiliidae, *Lucaya* Chace, 1939, belongs, in fact, to the family Disciadiidae. Regarding the superfamily Bresilioida, the author is inclined to consider it as an artificial group. Pending a general revision of the relations between the different Caridean families, it seems preferable to classify or re-classify the Bresiliidae, Disciadiidae and Nematocarcinidae under the Oplophoroida, and the Eugonatonotidae and Rhynchocinetidae under the Palaemonoida.

Dans un précédent article (FOREST et CALS, 1977) a été décrite une espèce nouvelle de Caride provenant de Méditerranée, *Bresilia corsicana*. Le genre *Bresilia* et son espèce-type, *B. atlantica*, avaient été établis en 1896 par W. T. CALMAN pour une crevette recueillie au sud de l'Irlande. Il s'agissait d'un spécimen unique présentant de si remarquables particularités par rapport aux autres Carides, que l'auteur fondait en même temps sur le genre une famille nouvelle, celle des Bresiliidae.

Sans reprendre en détail l'exposé à caractère historique figurant dans les premières pages du travail précité (*loc. cit.* : 550), nous rappellerons que *Bresilia atlantica* n'a été signalée qu'une fois depuis sa description et à proximité de sa localité-type (KEMP, 1910), qu'un second genre, *Lucaya*, a été créé et rapporté aux Bresiliidae par F.A. CHACE en 1939, qu'une superfamille des Bresilioida a été proposée en 1955 par L. B. HOLTHUIS, réunissant, outre les Bresiliidae, les Disciadiidae, les Eugonatonotidae et les Rhynchocinetidae, que ces deux dernières familles ont été mises en synonymie par J. C. YALDWYN en 1960, et enfin que

\* Laboratoire de Zoologie (Arthropodes), Muséum national d'Histoire naturelle, et Laboratoire de Carcinologie et d'Océanographie biologique, École Pratique des Hautes Études, 61 rue de Buffon, 75005 Paris.

J. R. THOMPSON, en 1966, a reconnu une superfamille des Bresilioida, mais comprenant exclusivement les Bresiliidae, les Disciadidae et les Nematocarcinidae.

Nous présentons ici les résultats de recherches comparatives qui ont eu comme point de départ l'étude du genre *Bresilia*, et qui visaient d'abord à mieux définir la famille des Bresiliidae. Il s'agissait ensuite de vérifier si cette famille était bien le chef de file d'une superfamille et, éventuellement, face aux opinions diverses exprimées sur le contenu de ce groupement, d'en préciser les composantes réelles.

Sur le premier point, nous avons rapidement acquis une certitude : les Bresiliidae forment une famille de Carides bien distincte, mais qui ne peut être caractérisée que par référence au seul genre *Bresilia*. Il faut en effet en exclure le genre *Lucaya*, lequel a sa place parmi les Disciadidae.

En ce qui concerne l'existence d'un groupe homogène réunissant les Bresiliidae et d'autres Carides présentant un certain nombre de traits morphologiques communs, nous avons abouti à une conclusion négative : aucune des familles considérées à un moment donné comme incluses parmi les Bresilioida ne semble offrir d'affinités particulières avec les *Bresilia*. Nous verrons que les unes et les autres peuvent plutôt être considérées comme les représentants aberrants de groupes anciennement reconnus — Oplophoroida et Palaemonoida —, auxquels d'ailleurs dans le passé certains auteurs les avaient rattachées (cf. fig. 14).

Quant aux Bresiliidae, ils apparaissent si isolés que l'on serait tenté de maintenir pour eux seuls la superfamille à laquelle ils ont servi de base. Cependant, dans leurs particularités mêmes, on décèle des éléments qui les rapprochent des Oplophoroida, et c'est parmi ceux-ci que nous les replacerons. En fait, cette conclusion est provisoire, car, dans toute tentative de recherches des affinités respectives des différents groupes de Carides, on se heurte à l'insuffisance des données morphologiques. Les rapports phylétiques au niveau des familles et des groupes plus élevés ne pourront être réellement déterminés qu'après une étude morphologique approfondie, non pas limitée à des structures particulières et à des espèces prises à titre d'exemple, mais couvrant le plus grand nombre possible de caractères et toutes les variations qui peuvent être observées à l'intérieur des différents genres.

#### 1. Transfert du genre *Lucaya* Chace de la famille des Bresiliidae à celle des Disciadidae

En établissant le genre *Lucaya* en 1939 (cf. *supra*), dans une note préliminaire, F. A. CHACE précisait qu'il était similaire au genre *Bresilia*, sauf en ce qui concerne la présence d'exopodites sur toutes les pattes thoraciques et non sur les deux premières seulement, et d'une pleurobranchie bien développée et non vestigiale sur la dernière patte.

Après avoir succinctement décrit l'espèce *Lucaya bigelowi*, il relevait des différences qui, en dehors des caractères génériques, la distinguaient de *Bresilia atlantica*, et en particulier l'absence d'épine ptérygostomienne ; le telson avec deux paires de spinules dorso-latérales au lieu de six à onze paires, et huit soies postérieures au lieu de douze ; les trois derniers périopodes de taille décroissante et non croissante.

En 1940, le même auteur signalait deux autres spécimens, provenant des Bermudes, et donnait de courtes diagnoses du genre et de l'espèce, ainsi qu'un dessin d'ensemble.

Il annonçait qu'une figuration plus complète serait publiée dans le rapport final sur les Crustacés de l'expédition « *Atlantis* » aux Antilles, mais le genre *Lucaya* ne devait plus jamais être mentionné sauf par référence aux deux notes précitées.

Il était impossible de procéder à une comparaison valable des genres *Bresilia* et *Lucaya* en se fondant sur la description de *L. bigelowi* publiée en 1939 et sur le dessin paru en 1940. En effet, ces documents ne donnaient aucune indication sur les points correspondant aux remarquables particularités du genre *Bresilia*, et notamment sur les pièces buccales. Pour situer les deux genres l'un par rapport à l'autre il fallait réexaminer un spécimen de *Lucaya bigelowi*. Ceci a pu être réalisé grâce au prêt d'un des exemplaires des Bermudes conservés à l'American Museum of Natural History à New York, un mâle à carapace de 4,7 mm, capturé au-dessus de fonds de 1 000 brasses le 24 septembre 1930 (cf. CHACE, 1940 : 189).

Bien que cet exemplaire fût en médiocre état de conservation, les principaux points qui nécessitaient une comparaison avec *Bresilia* pouvaient être observés de façon suffisante pour que nous arrivions à une première conclusion : les différences entre les deux genres étaient telles que rien ne justifiait leur maintien dans une même famille.

En attendant la description complète qu'il serait souhaitable de fournir pour *Lucaya bigelowi* nous noterons ici ses principaux caractères distinctifs, en les illustrant par quelques dessins exécutés d'après le spécimen dont nous avons disposé.

En ce qui concerne les *Bresilia* les éléments de comparaison sont fournis par la description et les illustrations publiées par CALMAN (1896) et KEMP (1910) pour *B. atlantica* et par FOREST et CALS (1977) pour *B. corsicana*.

Mandibule (fig. 1) divisée en deux. La partie distale, correspondant à un processus incisif, forme une forte saillie triangulaire avec une dent robuste au sommet suivie du côté interne de quatre dents beaucoup plus courtes puis de deux denticules. Une concavité profonde, garnie de courtes spinules espacées, sépare cette partie d'un lobe foliacé recourbé en gouttière, sans doute homologue d'un processus molaire et qui présente une ornementation particulière bien visible sur la figure 1 : sur l'un des côtés de la gouttière est insérée une frange de soies fines, certaines coalescentes à la base, sur l'autre le bord lui-même paraît découpé en longues épines aiguës.

Si la division de la mandibule en deux parties existe aussi chez les *Bresilia*, le processus distal observé chez ces derniers (FOREST et CALS, 1977, fig. 6), étroit, conique, recouvert de microspinules et porteur de soies distales filamenteuses, est fort différent de celui de *Lucaya* et n'est peut-être pas son homologue.

Endite proximal des Mx2 (fig. 2) court, tronqué et non allongé comme chez *Bresilia* ; le bord libre de cet endite, entier chez ce dernier, présente un petit lobule distal chez *Lucaya*.

Exopodite de Pmx1 (fig. 5) avec une partie proximale large et un lobe distal étroit, flagelliforme, qui manque chez *Bresilia*.

Endopodite de Pmx2 (fig. 6) à propode allongé ; dactyle, très court, inséré obliquement sur l'article précédent : chez *Bresilia* le dactyle plus long que large présente une articulation perpendiculaire à l'axe du propode.

Endopodite de Pmx3 (fig. 7) d'aspect trapu, à articles relativement larges, le distal, à extrémité tronquée, un peu plus court que le proximal. Chez *Bresilia* l'endopodite est beaucoup plus grêle, l'article distal, mince, n'est égal en longueur qu'à la moitié du proximal.

Proportions et structures des deux premiers périopodes très différentes. Chez *Lucaya* le premier (fig. 10) a un mérus qui semble s'insérer directement sur le basis, l'articulation

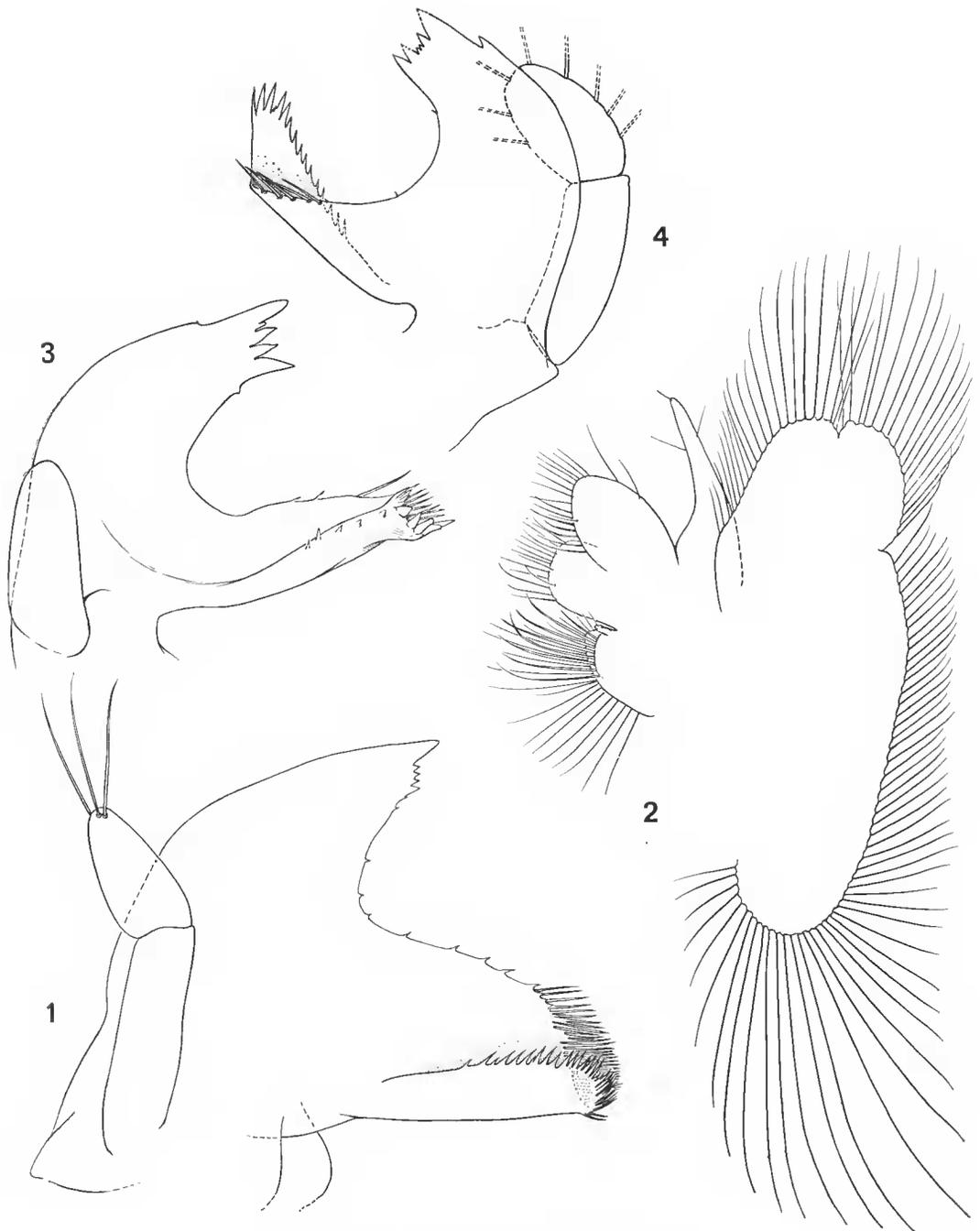


FIG. 1, 2. — *Lucaya bigelowi* Chace,  
 ♂ 4,7 mm (L. car.) Bermuda Oceanographic Expeditions,  
 Am. Mus. Nat. Hist. n° 9253 : 1, mandibule (× 140) 2, maxille (× 48).

FIG. 3. — *Discias atlanticus* Gurney,  
 ♂ 2,0 mm (L. car.), St. Domingue, Am. Mus. Nat. Hist. n° 10130 : mandibule × 250.

FIG. 4. — *Discias serrifer* Rathbun,  
 ♀ holotype, 15 mm env. (L. tot.), U. S. Nat. Mus., n° 24836 : mandibule (× 250).

entre les deux articles n'étant d'ailleurs apparente que du côté ventral ; par analogie avec ce qu'on observe sur la troisième patte, on peut supposer que l'ischion est fusionné avec le mérus, non avec le basis. Le mérus est fort, et, distalement, aussi large que la main ; le carpe, réduit, vient coiffer la base de celle-ci, et peut s'encaster dans la large cavité distale du mérus. La région digitale est beaucoup plus courte que la paume et le daetyle présente une lame striée entière sur son bord préhensile. Chez *Bresilia* (FOREST et CALS, 1977, fig. 1 et 13) basis, ischion et mérus sont distincts ; le mérus est beaucoup plus grêle que la main ; le carpe, qui n'est pas particulièrement réduit, ne s'emboîte pas dans une concavité distale de l'article précédent et ne s'adapte pas étroitement à la base du suivant ; les doigts sont beaucoup plus longs et le daetyle présente une remarquable armature de dents.

Le deuxième périopode de *Lucaya* (fig. 11, 12) présente aussi une fusion de l'ischion, probablement avec le mérus, et il est un peu plus grêle mais de même longueur que le premier, alors que chez les *Bresilia*, l'ischion est distinct et les différences de taille entre les deux appendices sont beaucoup plus marquées, le second étant nettement plus long et ayant une pince beaucoup plus grêle. Alors qu'on retrouve sur la P2 de *Lucaya* des coaptations mérus-carpe-propode similaires à celles de P1 (mérus creusé distalement, carpe réduit coiffant la base de la main), l'appendice des *Bresilia*, avec des articles subcylindriques et un carpe très allongé, a un aspect complètement différent.

Chez *Lucaya*, les pattes P3, P4 et P5, très rapprochées à la base, sont nettement plus courtes que la carapace ; elles ont un mérus et un ischion notablement comprimés transversalement ; l'articulation entre les deux articles est peu marquée et certainement peu mobile, surtout sur les P3. Chez *Bresilia*, ces pattes sont beaucoup plus longues que la carapace et très grêles, le mérus étant cylindrique, présentant une articulation normale avec l'ischion. Elles sont assez largement séparées par des processus sternaux inexistant chez *Lucaya*.

En ajoutant à ces différences celles déjà relevées à titre de caractères génériques par F. A. CHACE, par exemple la présence d'exopodites sur toutes les pattes thoraciques chez *Lucaya* alors que seules les P1 et P2 en sont pourvues chez *Bresilia*, et la disposition des épines sur le telson, il ne semblait pas justifié de maintenir les deux genres dans une même famille.

Par contre, la plupart des caractères opposant les *Bresilia* et les *Lucaya*, rapprochaient ceux-ci du genre *Discias*, type et unique composant d'une des autres familles rassemblées sous le nom de Bresilioida.

Le genre *Discias* compte actuellement cinq espèces vivant dans les eaux tropicales peu profondes. La première espèce décrite, *Discias serrifer* Rathbun, 1902, est connue du Pacifique oriental. *D. serrirostris* Lebour, 1948, n'a pour l'instant été signalé que des Bermudes, mais *D. atlanticus* décrit en 1939 par GURNEY de la même région a été retrouvé à la Guadeloupe (MONOD, 1939), puis de l'autre côté de l'océan, aux îles du Cap Vert et au Gabon (HOLTHUIS, 1951), et enfin en mer Rouge (WILLIAMSON, 1970) et au large du Kenya (BRUCE, 1975). *D. exul* dont le type provenait des Audamans (KEMP, 1920) a été découvert par la suite au large de la grande barrière d'Australie (BRUCE, 1970). Une cinquième espèce *Discias myitae* a été décrite du Kenya (BRUCE, 1976) alors que nous achevons le présent travail.

Ces espèces ont été décrites et figurées avec des précisions suffisantes pour que l'on puisse mettre en évidence les caractères à signification générique et notamment ceux que

présente également le genre *Lucaya*, et qui justifient l'inclusion de ce dernier dans la famille des Disciadiidae.

En signalant ici les points communs les plus notables entre les deux genres, nous nous référerons à titre d'exemple à des descriptions et illustrations de *Discias* déjà publiées, et à des dessins originaux exécutés d'après le type de *D. serrifer* examiné au National Museum of Natural History, Washington et d'après des exemplaires de *D. atlanticus* prêtés par l'American Museum of Natural History, New York.

Les caractères qui rapprochent les deux genres sont les suivants :

*Mandibule*. — Elle est toujours divisée en deux parties séparées par une profonde encoche. Le processus incisif, denté, est bien reconnaissable, alors que la partie proximale est sans doute à considérer comme un processus molaire atypique : chez les *Discias* c'est une lame incurvée arrondie ou tronquée au sommet ; dans la moitié distale les bords de cette lame présentent une ornementation de dents aiguës, de soies et de denticules, variable suivant les espèces. Le palpe compte un (*D. atlanticus*), deux (*D. serrifer*, *D. exul*, *D. mvitae*) ou trois<sup>1</sup> (*D. serratirostris*) articles.

Nous figurons ici la mandibule du type de *Discias serrifer* (fig. 4) dont le dessin par M. RATNBUN (1902 : 289, fig. 1) est inexact : le processus molaire est représenté comme beaucoup plus effilé qu'il ne l'est en réalité et le palpe beaucoup trop mince semble unisegmenté, alors qu'il est formé de deux larges articles. Nous figurons également la mandibule de *D. atlanticus* (fig. 3)<sup>2</sup>. La mandibule de *Lucaya* présente un aspect similaire, avec une division en deux lobes homologues dont la forme et l'ornementation ne présentent pas de différence importante avec celles observées chez *Discias*.

*Maxille*. — Celle des *Discias* a un endite proximal en général très court [*D. exul*, KEMP, *loc. cit.*, fig. 1d ; *D. serratirostris*, LEBOUR, *loc. cit.*, fig. 1 (8)], comme chez *Lucaya* (fig. 2) ; il est un peu plus long chez *D. atlanticus* (GURNEY, 1939, fig. 7). Le petit lobule distal que présente cet endite chez *Lucaya* ne semble pas exister chez *Discias*. Cependant d'après LEBOUR (1948 : 1109), chez *D. serratirostris* « The proximal endite, although reduced, is distinctly divided into two lobes ». Il conviendrait de vérifier l'existence de cette division qui pourrait être homologue de celle observée chez *Lucaya*.

*Premier maxillipède*. — Chez les *Discias*, l'exopodite comprend une partie proximale large, formant un lobe caridien saillant et arrondi, bordé de longues soies, d'où se détache, en avant et du côté interne, un lobe étroit plus ou moins long (*D. exul*, KEMP *loc. cit.*, fig. 1 e). On distingue également une division en deux parties chez *Lucaya* (fig. 5), l'insertion du lobe distal étroit étant cependant moins latérale que chez les *Discias*.

1. Il n'est pas exclu que LEBOUR [1948 : 1108, fig. 1 (3)] ait interprété comme un article la région d'insertion, saillante, du palpe, lequel en fait serait biarticulé.

2. Le palpe est unisegmenté (fig. 2) ce qui confirme l'observation de GURNEY (1939 : 390, fig. 5) lequel n'ayant examiné qu'une mandibule avait envisagé l'hypothèse d'une anomalie. Par contre, la mandibule de l'un des deux exemplaires est-atlantiques identifiés à *D. atlanticus* par L. B. HOLTHUIS (1951 : 37, fig. 4d) possède un palpe bi-articulé. Ceci, joint à des différences d'ornementation de cet appendice et à d'autres différences déjà relevées par L. B. HOLTHUIS par rapport à la description de GURNEY, renforce l'hypothèse qu'il existe deux formes spécifiquement distinctes de part et d'autre de l'Atlantique. Il est souhaitable qu'une étude comparative complète soit effectuée sur des spécimens provenant respectivement de l'ouest de l'Atlantique, des eaux ouest-africaines, de mer Rouge, et de l'océan Indien. D'après BRUCE (1975) les exemplaires du Kenya identifiés à *D. atlanticus* seraient plus proches de la forme typique que des exemplaires du Gabon et des îles du Cap Vert.

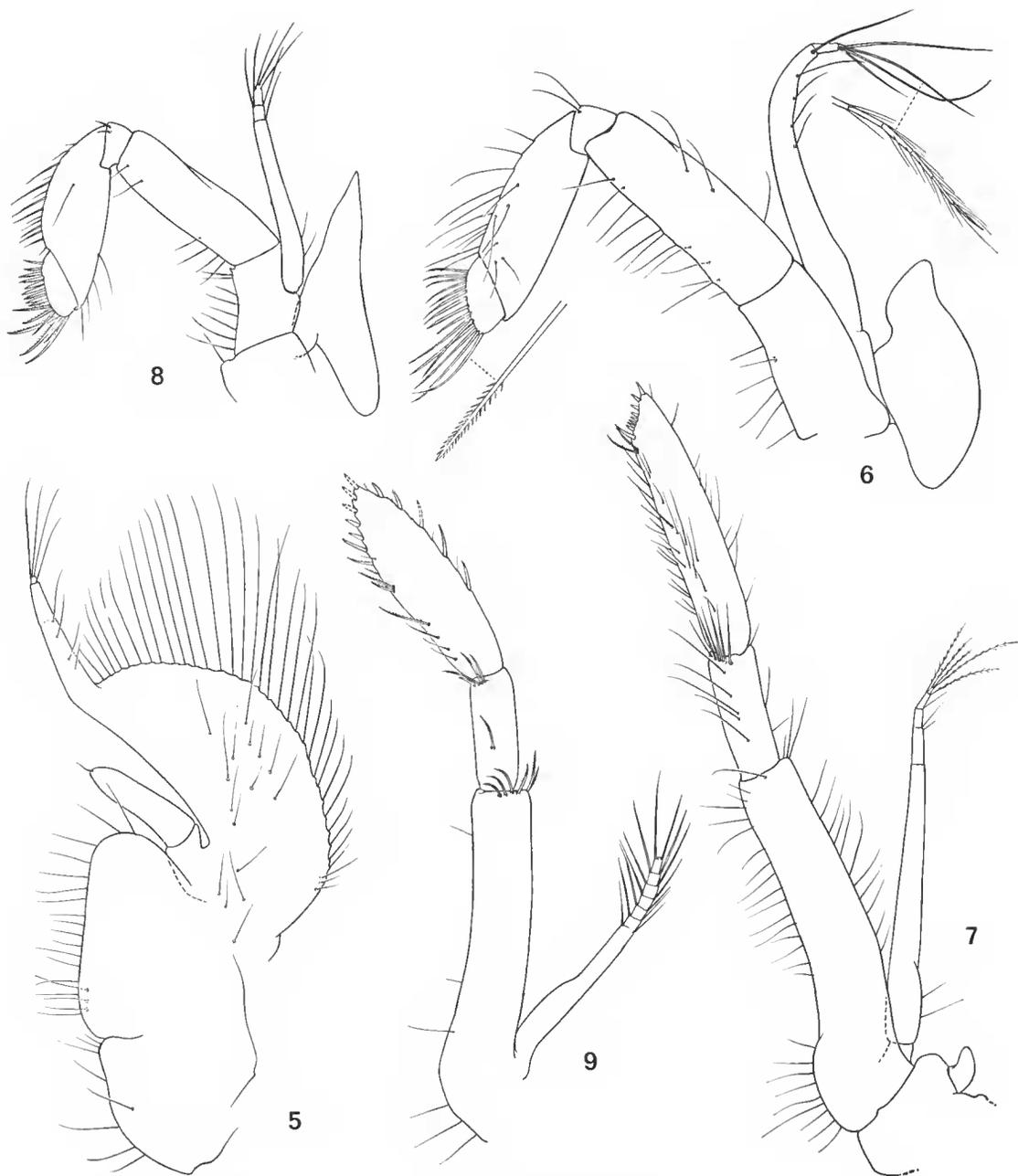


FIG. 5-7. — *Lucaya bigelowi* Chace,  
 ♂ 4,7 mm (L. car.) Bermuda Oceanographic Expeditions.  
 Am. Mus. Nat. Hist., n° 9253 : 5, premier maxillipède (× 52) ; 6, deuxième maxillipède (× 42) ; 7,  
 troisième maxillipède (× 26).  
 FIG. 8-9. — *Discias serrifer* Rathbun,  
 ♀ holotype, 15 mm env. (L. tot.), U.S. Nat. Mus., n° 24836 : 8, deuxième maxillipède (× 32) ;  
 9, troisième maxillipède (× 26).

*Deuxième maxillipède.* — Chez *Lucaya* (fig. 6) comme chez *Discias* (*D. serrifer*, fig. 8), le dactyle très court, s'insère obliquement à l'extrémité du propode ; celui-ci a un contour subrectangulaire chez *Lucaya*, alors qu'il est plutôt ovale chez les *Discias*.

*Troisième maxillipède.* — Les trois articles de l'endopodite sont robustes et de proportions assez voisines chez les deux espèces ; la différence principale porte sur la forme de l'article distal, longuement rectangulaire et tronqué chez *Lucaya* (fig. 7) alors qu'il est lancéolé chez *Discias* (*D. exul*, KEMP, *loc. cit.*, fig. 1g ; *D. serratirostris*, LEBOUR, *loc. cit.*, fig. 2, 2 et 2,3 ; *D. mvitae*, BRUCE, 1976, fig. 31).

*Premier péréiopode.* — On retrouve chez les *Discias* les caractères particuliers de cet appendice, qui opposent *Lucaya bigelowi* aux *Bresilia*. L'aspect général est similaire et le rapprochement entre le dessin du P1 de *Lucaya* (fig. 10) et les illustrations fournies pour *D. exul* (KEMP, *loc. cit.*, fig. 3a) et pour *D. atlanticus* (GURNEY, *loc. cit.*, fig. 2, 10) est tout à fait démonstratif. Dans les deux genres l'ischion est fusionné soit avec le basis, soit plus probablement avec le mérus (*cf. supra*, p. 00) ; ce dernier article, qui s'élargit progressivement à partir de sa base, est creusé distalement pour recevoir le carpe ; celui-ci, de petite dimension chez *Lucaya*, est encore beaucoup plus réduit chez *Discias*, si bien que dans ce genre c'est la base de la main elle-même qui peut s'encaster dans la concavité distale du mérus. Les *Discias* présentent une remarquable modification de la région digitale, à laquelle on peut attribuer une valeur générique (*cf.* KEMP, 1920 : 141, fig. 2 ; BRUCE, 1976, fig. 4 D, E) : le dactyle a plus ou moins la forme d'un disque mince ; son bord semi-circulaire s'encastre dans une cavité correspondante du doigt fixe. Certes, *Lucaya* ne montre pas de telles coaptations des doigts, mais les homologues sont évidentes entre les structures digitales des deux genres : le dactyle de *Lucaya* (fig. 10), très court également, présente une certaine compression latérale et son bord préhensile est occupé par une lame striée analogue à celle des *Discias*.

*Deuxième péréiopode.* — Chez les *Discias*, cet appendice (*D. atlanticus*, GURNEY, 1939, fig. 12) se distingue du précédent par le dactyle non discoïde et par le moindre développement de l'ensemble carpe-main qui est ici nettement moins large et de même longueur ou plus court que le mérus. Chez *Lucaya bigelowi* (fig. 11) le mérus est également plus large et plus long que l'ensemble des articles suivants. On peut en outre déceler des homologues dans la disposition des ongles et épines du dactyle (*cf.* fig. 11 et 12 et BRUCE, 1976, fig. 4G).

*Troisième, quatrième et cinquième péréiopodes.* — Les pattes ambulatoires sont nettement plus courtes et trapues et leur articulation ischion-mérus est plus apparente chez les *Discias* que chez les *Lucaya*, mais ici encore on note des points communs, notamment dans la forme et l'ornementation du dactyle.

Les rapports relevés ci-dessus entre les *Discias* et *Lucaya bigelowi* ont été établis à la suite de l'examen d'un spécimen de cette dernière espèce et de l'observation de certains de ses caractères ignorés jusqu'à présent. Il faut rappeler que les similitudes portent également sur des caractères déjà décrits par F. A. CHACE, par exemple sur la présence d'un exopodite sur les cinq paires d'appendices thoraciques et sur celle de deux paires d'épines dorso-latérales sur le telson. La forme du bord postérieur de cette pièce et le nombre et la disposition des soies qui y sont implantées varient suivant les espèces de *Discias*, la comparaison avec *Lucaya* qui présente huit soies terminales n'est donc pas significative à cet égard. On notera simplement que le nombre de ces soies est le même chez *Discias exul* et chez *D. mvitae* que chez *Lucaya bigelowi*.

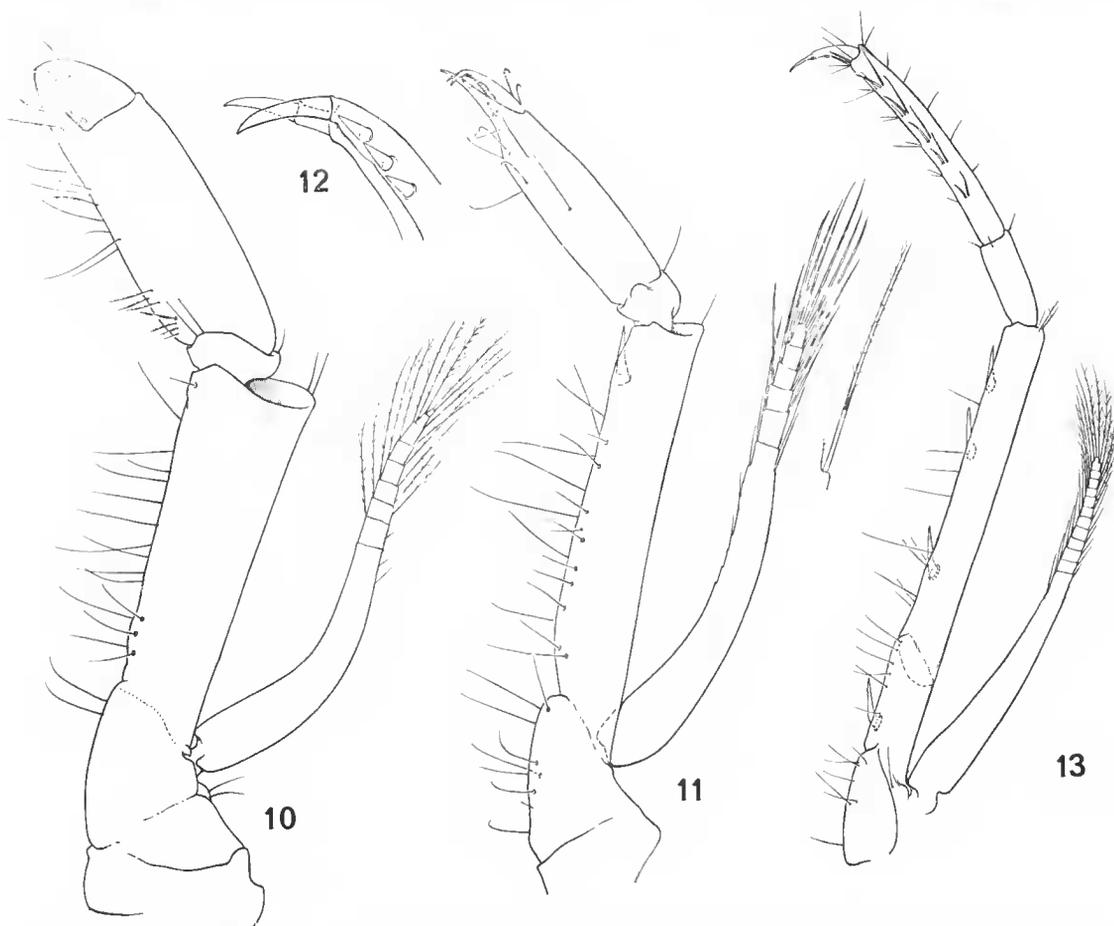


FIG. 10-13. — *Lucaya bigelowi* Chace, ♂ 4,7 mm (L. car.) Bermuda Oceanographic Expeditions. Am. Mus. Nat. Hist., n° 9253 : 10, première patte thoracique ( $\times 30$ ) ; 11, deuxième patte thoracique ( $\times 30$ ) ; 12, *id.*, extrémité du dactyle ( $\times 200$ ) ; 13, troisième patte thoracique ( $\times 22$ ).

En ce qui concerne l'aspect général du corps, *Discias* et *Lucaya* ont une carapace assez courte et massive sans épine ptérygostomienne, mais le rostre de *Lucaya* est plus long que celui des *Discias*, qui est assez variable : arrondi ou aigu à l'extrémité, avec ou sans carène médiane, denticulé ou non. Pour l'abdomen, les *Discias* ne semblent jamais présenter la forte courbure dorsale du troisième somite, courbure qui est peut-être le seul point de réelle ressemblance entre *Lucaya* et *Bresilia*.

## 2. Nouvelle définition des familles des Bresiliidae et des Disciadiidae

La famille des Bresiliidae réduite au seul genre *Bresilia* Calman et la famille des Disciadiidae, élargie par l'introduction du genre *Lucaya* Chace, doivent être redéfinies. A eet effet,

nous énonçons ci-après les principaux caractères dont la combinaison nous paraît significative, permettant de distinguer les deux familles l'une de l'autre et de distinguer chacune d'entre elles des autres Carides.

#### BRESILIIDAE

Rostre modérément allongé, aigu, à bord dorsal denticulé et bord ventral armé d'une dent au moins. Une épine antennaire et une épine ptérygostomienne.

Mandibule divisée par une profonde échancrure en deux parties : un processus incisif et un lobe sétigère et micro-spinulé ; palpe biarticulé. Endite proximal de la maxille aussi long que l'endite distal. Premier maxillipède à exopodite sans rétrécissement flagelliforme de la région distale. Deuxième maxillipède à dactyle plus long que large, inséré dans le prolongement du propode, suivant le même axe longitudinal.

Premier péréiopode beaucoup plus fort mais plus court que le deuxième ; tous deux avec le basis, l'ischion et le mérus distincts, le carpe normalement développé, le propode et le dactyle formant une pince à doigts allongés ; sur le premier péréiopode bord préhensile des doigts montrant des structures fortement différenciées : dents lancéolées en peigne sur le dactyle, lame formée de dents palissées sur le doigt fixe. Exopodite présent sur ces deux appendices, absent sur les suivants. Une pleurobranchie bien développée sur les quatre premières pattes thoraciques, une rudimentaire sur la cinquième. Tous les appendices thoraciques largement écartés à la base. Des processus sternaux (ou précoxaux) bien développés. Telson avec l'extrémité postérieure tronquée, avec ou sans échancrure médiane, cinq à onze paires de spinules dorso-latérales en avant du bord postérieur, ce dernier avec 12 soies auxquelles peut s'ajouter une paire de spinules externes<sup>1</sup>.

#### DISCIADIDAE

Rostre variable, assez court, à bord ventral inerme. Une épine antennaire. Pas d'épine ptérygostomienne.

Mandibule divisée par une profonde échancrure en deux parties : un processus incisif et un lobe lamellaire en partie bordé de soies ou dents (processus molaire ?). Endite proximal de la maxille beaucoup plus court que l'endite distal. Premier maxillipède à exopodite présentant un rétrécissement flagelliforme de la région distale. Deuxième maxillipède à dactyle très court par rapport au propode et inséré obliquement sur ce dernier.

Premier péréiopode beaucoup plus fort que le second, et plus long ; tous deux avec l'ischion complètement fusionné, sans doute avec l'article suivant ; carpe de P1 réduit ou très réduit ; région distale du mérus excavée pour recevoir la base de l'ensemble carpe-propode. Dactyle de P1 plus ou moins comprimé latéralement, beaucoup plus haut que le doigt fixe, son bord coupant formé par une lame cornée striée. Toutes les pattes thoraciques contiguës à la base, toutes avec un exopodite. Pas de processus sternaux (ou précoxaux). Cinq pleurobranchies bien développées. Telson avec deux paires d'épines dorso-latérales ; son bord postérieur arrondi ou formant une pointe médiane, avec quatre à huit (dix ?) soies spiniformes et une paire de courtes spinules externes<sup>1</sup>.

1. Ces deux spinules situées de part et d'autre du bord postérieur du telson n'ont pas été mentionnées chez *B. atlantica* ; elles sont constantes chez *B. corsicana* et chez les *Discias*. Suivant les auteurs elles sont comptées soit comme postérieures, soit comme latérales (ou dorsales). La présence de deux paires latérales dans le sens précisé ici est caractéristique du genre *Discias*, mais si KEMP (1920 : 142) mentionne bien deux paires dorsales et quatre paires postérieures dans sa description de *D. exul*, BRUCE attribue à *D. mcitae* trois paires dorsales et seulement trois paires postérieures. En réalité, quand on compare les dessins (KEMP, 1920, fig. 3g et BRUCE, 1976, fig. 2 D et E) on constate que la formule est la même chez les deux espèces. Voir aussi FOREST et CALS, 1977 : 561.

### 3. Revue critique du groupement des Bresilioida

Malgré les différences importantes que nous avons relevées entre les *Bresilia* d'une part, les *Lucaya* et les *Discias* d'autre part, existe-t-il des raisons de considérer que les deux familles appartiennent à un groupe naturel qui, éventuellement, incluerait d'autres familles ? Autrement dit, peut-on mettre en évidence un certain nombre de caractères significatifs communs à plusieurs familles, dont celle des Bresiliidae serait le chef de file ?

La réponse à cette question est négative, tout au moins dans l'état actuel de nos connaissances sur la morphologie des divers groupes de Carides. En passant en revue les familles qui, à un moment donné, ont été rapprochées sous le nom de Bresilioida nous verrons que le groupement obtenu a toujours été artificiel. On peut, il est vrai, déceler quelques traits communs chez les Bresiliidae et chez les Disciidae, mais sans pour cela justifier leur séparation des autres Carides en une superfamille. Leurs affinités relèveraient plutôt, pour nous, de leur appartenance à un même ensemble, celui des Oplophoroida.

C'est L. B. HOLTHUIS (1955 : 36) qui, nous l'avons dit, a rassemblé Bresiliidae, Disciidae, Rhynchocinetidae et Eugonatonotidae<sup>1</sup> en une superfamille, tout en émettant quelques doutes sur la position des deux dernières familles en raison notamment de la structure différente de plusieurs pièces buccales<sup>2</sup>. YALDWYN (1960 : 16), décrivant un genre nouveau, *Lipkius*, l'a introduit dans la famille des Rhynchocinetidae amendée par incorporation des Eugonatonotidae, mais maintenue dans les Bresilioida. Enfin J. R. THOMPSON, 1966, a séparé de nouveau les deux dernières familles, et les a exclues des Bresilioida, laissant imprécise la position de la première entre les Palaemonoida et les Oplophoroida et rattachant la seconde à ceux-ci.

Sur le rétablissement des familles des Eugonatonotidae et des Rhynchocinetidae, et sur le peu d'affinités qu'elles présentent avec les Bresiliidae et les Disciidae, nous sommes d'accord avec J. R. THOMPSON, sans partager son opinion sur la position qu'il leur assigne. Cet auteur, dans le travail précité (1966, fig. 1 et 2) décrit et figure un certain nombre de caractères d'*Eugonatonotus crassus* A. Milne Edwards et conclut au rattachement de cette forme aux Oplophoroida principalement pour les raisons suivantes : présence d'exopodite sur les pattes thoraciques, similitude des pièces buccales, à l'exception du premier maxillipède et de la mandibule, formule branchiale, telson.

Les arguments tels que la présence d'exopodite sur les appendices thoraciques ou la formule branchiale ne sont pas déterminants, puisqu'il s'agit de caractères susceptibles de grandes variations dans un groupe donné. Par contre, la plupart des autres caractères

1. Rappelons que les Bresiliidae avaient été rangés dans les Pasiphaeoida par BORRADAILE (1907), les Disciidae dans les Oplophoroida par BALSS (1927), les Rhynchocinetidae dans les Palaemonoida par BORRADAILE (1907), puis dans les Oplophoroida par BURKENROAD (1939), les Eugonatonotidae enfin dans les Oplophoroida par BURKENROAD (1939) et dans les Pandaloida par BALSS (1957). Cf. fig. 14.

2. La classification des Carides proposée par L. B. HOLTHUIS repose surtout sur la conformation et les dimensions relatives des deux premières paires de pattes thoraciques. Cet auteur (1955 : 10) a insisté sur le fait qu'il s'agissait de caractères remarquablement constants dans un groupe donné, mais que l'arrangement obtenu devait être considéré comme provisoire, en attendant qu'une meilleure connaissance de la morphologie des adultes et des larves, des pièces buccales notamment, permette d'établir une classification réellement naturelle. C'est l'opinion que nous avons exprimée ici à plusieurs reprises.

considérés nous semblent rapprocher davantage *Eugonatonotus* des Palaemonoïda, le cas de la mandibule devant cependant être discuté à part.

La maxille possède encore un endite proximal, comme chez les Oplophoroida, mais il est très court. L'exopodite du premier maxillipède est doté d'un long flagelle comme chez un *Palaemon*, alors que chez les Oplophoroida typiques, très variable, il peut avoir une extrémité tronquée ou présenter une partie distale amincie, mais n'ayant pas l'aspect d'un long flagelle. Le deuxième maxillipède ressemble lui aussi beaucoup à celui d'un *Palaemon* : les mêmes similitudes affectent le troisième maxillipède et le telson. Quant à la mandibule elle est différente de celle de beaucoup de Palaemonoïda puisqu'elle ne comprend plus qu'un processus molaire et un palpe ; cependant la superfamille inclut un certain nombre de formes, en particulier les *Gnathophyllum*, chez lesquels le processus incisif a disparu et *Eugonatonotus* est à cet égard sans doute plus proche de ces formes que des Oplophoroida, chez lesquels processus molaire et incisif, sans être séparés par une profonde incision, sont généralement distincts.

Sans préjuger des résultats d'une étude comparative approfondie, il semble justifié de placer au moins provisoirement les Eugonatonotidae parmi les Palaemonoïda<sup>1</sup>, et d'également y réintégrer les Rhynehoeinetidae. En effet les pièces buccales des représentants de cette famille sont proches de celles d'*Eugonatonotus*, à l'exception des mandibules qui, elles, sont typiquement palaemonoïdes. L'absence d'exopodite sur les pattes thoraciques et la formule branchiale rapprochent encore davantage les Rhynehoeinetidae de l'ensemble des Palaemonoïda et s'il s'agit d'un groupe quelque peu aberrant, comme celui des Eugonatonotidae, il ne semble pas que la création pour lui d'une superfamille intermédiaire entre Oplophoroida et Palaemonoïda soit à envisager dans l'état actuel de nos connaissances.

En même temps qu'il en excluait les Rhynehoeinetidae et les Eugonatonotidae, J. R. THOMPSON rattachait aux Bresilioida la famille des Nematocareinidae, jusqu'alors monogénérique, en y introduisant le genre *Lipkius* placé à l'origine parmi les Rhynehoeinetidae (Eugonatonotidae incl.) par son auteur (YALDWYN, 1960). En ce qui concerne ce transfert, il semble justifié si on considère les dessins de *Lipkius* donnés par YALDWYN (1960, fig. 1, 1-1, 16) : les ressemblances avec *Nematocarcinus* sont frappantes, en particulier celle des maxilles qui présentent le même scaphognathite long et étroit, avec le lobe postérieur triangulaire, doté de très longues soies. L'aspect général du corps est aussi voisin, comme l'atteste une comparaison des figures 1,1 et 1,2, avec celles publiées pour *N. gracilipes* par exemple (CROSNIER et FOREST, 1973, fig. 34). *Lipkius* apparaît comme un *Nematocarcinus* à pattes thoraciques de longueur normale, non démesurément étirées, mais à exopodites rudimentaires.

Par contre rien ne justifie le rapprochement des Nematocareinidae, des Bresiliidae et des Disciadidae, et de ces trois familles seulement en un ensemble unique. Si, jusqu'à ce point de la discussion, nous n'avons pas exclu la possibilité de l'existence d'un groupe des Bresilioida, les Nematocareinidae ne peuvent en aucun cas y être rattachés : la plupart des

1. M. D. BURKENROAD (1939) a rattaché les Rhynehoeinetidae aux Oplophoroida, invoquant les caractères du premier stade larvaire et surtout la présence d'un exopodite vestigial sur la mandibule comme chez les Oplophoridae et les Atyidae. Cet argument est sérieux mais on a trop peu de données détaillées sur les structures larvaires des Carides pour qu'il soit déterminant. L'intéressante note de BURKENROAD montre surtout que pour regrouper les familles de Carides il faut se fonder sur un nombre limité de caractères auxquels on accorde plus ou moins arbitrairement une signification phylétique majeure. En fait, il subsiste encore beaucoup d'incertitudes à cet égard et la position de certaines familles reste incertaine.

pièces buccales diffèrent de celles de *Bresilia* dans leurs structures, de même que les pattes thoraciques. Quelle position assigner aux Nematocareinidae ? Depuis BORRADAILE (1907) et jusqu'à leur transfert aux Bresilioida par J. R. THOMPSON, en 1966, ils ont en général été considérés comme des Oplophorida. Ceci a sans doute été motivé par la présence d'un exopodite sur les quatre premières pattes thoraciques, mais si on considère les pièces buccales on pourrait tout aussi bien les rapprocher des Palaemonoida, alors que, abstraction faite du carpe des deuxième pattes thoraciques qui n'est pas multi-articulé, ils ne sont pas sans évoquer les Pandaloida (cf. ALCOCK, 1901). Ici encore il paraît préférable, en attendant une révision des Carides, de maintenir le statu quo, c'est-à-dire de laisser les Nematocareinidae à côté des Oplophoridae. Nous noterons au passage qu'il serait intéressant de comparer les Nematocareinidae, les Eugonatonotidae et les Rhynehoeinidae, qui présentent certaines similitudes des pièces buccales et des structures sternales particulières, mais qui ne sont pas nécessairement homologues : J. R. THOMPSON (*loc. cit.* : 137, fig. 5) relevant les points communs entre *Lipkius* et *Nematocarcinus* mentionnait la présence chez l'un et chez l'autre de processus sternaux. Cependant ceux-ci diffèrent dans les deux genres et, chez l'un au moins, manifestent un dimorphisme sexuel : chez les *Nematocarcinus* mâles ce sont des saillies anguleuses latérales disposées sur chacun des trois derniers sternites thoraciques, les plus antérieures ayant l'aspect de deux longues épines (cf. J. R. THOMPSON, *loc. cit.*, fig. 5), alors que chez les femelles seules ces deux épines sont développées. Chez *Lipkius* femelle, seul sexe connu, c'est une plaque triangulaire à longue fissure médiane, qui s'insère en arrière des bases des dernières pattes et s'avance jusqu'à celles des deuxième (YALDWIN, *loc. cit.* : 19, fig. 1, 14). Chez un *Eugonatonotus* femelle nous avons observé une plaque médiane fissurée, ressemblant à celle de *Lipkius*, mais beaucoup plus courte puisqu'elle ne dépasse pas la base des quatrième pattes. Chez *Rhynehocinetes*, les mâles ont des sternites 4 à 2 pourvus de cornes latérales aiguës de plus en plus rapprochées, elles correspondant aux P3 se présentant comme deux épines jumelées ; chez les femelles, ces dernières seules sont bien développées. Il y a ici des analogies avec les *Nematocarcinus*, avec un décalage d'un segment et des différences importantes dans l'aspect d'ensemble des structures sternales.

Il est peu probable que de telles différenciations, même quand elles offrent des similitudes d'aspect, indiquent une parenté certaine entre les formes chez lesquelles on les observe. Sans doute liées au sexe et jouant un rôle dans le mécanisme de la reproduction, elles ont pu se développer dans des lignées distinctes. Elles constituent cependant des caractères dont il faut tenir compte dans la recherche des affinités entre les divers groupes. On possède malheureusement peu de données détaillées sur la morphologie des sternites chez les Carides. Indiquons, à titre d'exemple, que l'on observe chez des Hyppolytidae, insérée sur le dernier segment thoracique, une plaque triangulaire à échancrure médiane analogue à celle des *Eugonatonotus*. Chez les Campylonotidae<sup>1</sup> existent des processus sternaux pairs que CALMAN (1896 : 13) a rapprochés de ceux de *Bresilia*. Cependant nous avons vu que, chez ce dernier, ils paraissent plutôt annexés à la base des pattes thoraciques. L'examen de plusieurs espèces a montré que, à cet égard, les *Campylonotus* sont plus près des *Nematocarcinus*, avec des processus plus développés, présents sur les cinq segments thoraciques chez le mâle et sur les quatre premiers chez la femelle.

1. Autre famille de position incertaine. Elle a été placée par BALSS (1927) parmi les Oplophorida et transférée aux Palaemonoida par L. B. HOLTHUIS (1955).

Il résulte des remarques précédentes que la position des Rhynchocinetidae, des Eugonatonotidae et des Nematocareinidae dans la classification des Carides reste encore imprécise, mais qu'en tout état de cause ils ne peuvent être maintenus dans un groupement fondé sur les Bresiliidae.

Les dernières questions qui se posent ont trait aux deux familles auxquelles nous avons apporté une attention particulière.

Au moment où la superfamille des Bresilioida a été établie et, ultérieurement, lorsqu'elle a été l'objet de révisions ou d'amendements, les Disciadidae et les Bresiliidae ont été considérés comme présentant des affinités particulières. En effet, les différences nombreuses et importantes que nous avons relevées entre ces deux familles n'apparaissaient pas, en raison de la position inexacte attribuée au genre *Lucaya*, inclus à tort parmi les Bresiliidae, alors que sa place est parmi les Disciadidae.

Le principal argument en faveur du rapprochement des deux familles était l'existence d'une mandibule divisée en deux lobes développés et distincts, le distal considéré comme un processus incisif, le proximal comme un processus molaire. Or, si dans les deux cas, la signification morphologique du lobe distal paraît correctement interprétée, celle du lobe proximal est discutable. On peut, certes, admettre que, chez les Disciadidae, il s'agit d'un processus molaire atypique qui, nous le verrons, peut être rapproché de celui des Oplophoridae. On peut se demander par contre si, chez les *Bresilia* on ne se trouve pas en présence d'une formation non homologe, correspondant au lobe sétigère observé chez les Atyidae.

Les considérations ci-dessus montrent que l'on ne peut invoquer la structure de la mandibule comme preuve d'une étroite parenté entre les Disciadidae et les Bresiliidae. Elles ne signifient pas que les deux familles n'offrent aucune affinité : nous verrons au contraire que nous les rattachons l'une et l'autre à une même superfamille. Cependant elles ne semblent pas spécialement proches à l'intérieur de ce groupe et c'est séparément que nous envisagerons leur position.

Les Disciadidae présentent indiscutablement des traits communs avec les Oplophoroïda. Nous reviendrons d'abord sur la structure de la mandibule et plus particulièrement sur le lobe proximal en forme de gouttière et bordé de soies ou d'épines, assez similaire chez *Lucaya* et chez *Discias*. Ce lobe, par sa position, par sa forme et surtout par les phanères qui l'ornent, peut être rapproché du processus molaire des Oplophoridae. Si, dans cette famille processus incisif et processus molaire sont en général juxtaposés, distincts, mais non séparés par une profonde concavité ou incision (*cf.* par exemple BALSS, 1925, fig. 25, 29-32, 35-37), dans certains cas la partie molaire est fortement proéminente et se détache de la partie incisive (BALSS, 1925, fig. 26 : *Acanthephyra armata* A. Milne Edwards).

La plupart des autres caractères des Disciadidae ne semblent pas incompatibles avec ceux d'un Oplophoroïda. Il en est ainsi pour les pièces buccales et d'abord pour la maxillule et la maxille. Le premier maxillipède n'est pas très éloigné de celui de certains Atyidae, ceux chez lesquels l'extrémité distale de l'exopodite s'étire en un lobe étroit. Le deuxième maxillipède se distingue par une rétroversion moins complète du propode vers la partie basale, mais le développement et l'orientation du dactyle par rapport au propode se retrouvent chez des Oplophoroïda, groupe à l'intérieur duquel on observe des variations considérables dans la forme de cet appendice, avec, chez les Atyidae, des espèces à dactyle et pro-

pode fusionnés. Il faut bien entendu mentionner la présence d'exopodites sur les cinq paires de péréiopodes, qui est un caractère typiquement oplophoridien.

La structure des pattes thoraciques vient aussi appuyer le rattachement proposé. Nous avons décrit les curieuses différenciations des deux premiers péréiopodes chez les Disciadidae : fusion de l'ischion avec le mérus, coaptation du mérus avec le carpe ou avec l'ensemble carpe-propode. Or c'est chez les Atyidae que l'on retrouve des modifications affectant les mêmes articles, à savoir une soudure plus ou moins complète de l'ischion et du mérus, ou une ankylose de l'articulation, et des coaptations qui affectent ici surtout le propode, le carpe et le dactyle mais qui visent également à donner une extrême mobilité à la main.

Les modifications qui affectent les deux premières paires de péréiopodes des Disciadidae sont vraisemblablement d'ordre adaptatif et liées à un mode de vie spécial. Les *Discias* ont généralement été capturés dans les eaux peu profondes, et en ce qui concerne les post-larves, les juvéniles et occasionnellement des adultes, au cours de pêches planctoniques à proximité du fond. Il semble cependant que les adultes vivent normalement dans des éponges (KEMP, 1920 ; BRUCE, 1970, 1975, 1976) et BRUCE a émis l'hypothèse que le premier péréiopode, avec le bord coupant « razor-like » du dactyle, était utilisé par l'animal pour creuser les tissus de l'hôte.

On ne sait que peu de choses sur les conditions de vie des *Lucaya*. Ils ont été trouvés en deux occasions seulement, au cours de pêches planctoniques effectuées avec des filets non fermant et par conséquent à un niveau indéterminé, entre une profondeur de 1 000 ou 1 500 m et la surface. Il n'est pas exclu que les *Lucaya* comme les *Discias* soient commensaux d'organismes benthiques ou pélagiques, mais occasionnellement libres et planctoniques.

En replaçant les Disciadidae dans les Oplophorida nous rejoignons l'opinion de M. RATHBUN qui écrivait (1902 : 289) « This family is allied to Atyidae and Oplophoridae... ». D'autre part, alors que S. KEMP (1920 : 138) rapprochait les Disciadidae des Hippolytidae et des Palaemonidae, en se fondant sur la structure de la mandibule, caractère qui, nous l'avons vu, ne paraît pas déterminant, GURNEY et LEBOUR (1941 : 101) étudiant des larves d'*Acanthephyra* et de *Discias* constataient qu'elles présentaient des ressemblances et considéraient comme probable la parenté du second genre avec les Oplophoridae.

Il est intéressant de noter que, dans le travail précité, GURNEY et LEBOUR (*loc. cit.* : 98) ont décrit sous le nom de Species C et D les larves de deux espèces qu'ils ont rapprochées des *Discias* ; ils ont même envisagé que l'espèce C soit « possibly identical with or related to *Lucaya* » en précisant qu'elle semble relier les *Discias* avec les *Acanthephyra*. Ceci confirmerait, s'il en était besoin, l'inclusion de *Lucaya* dans les Disciadidae et le rapprochement de ceux-ci des Oplophorida.

Nous nous trouvons finalement en présence des seuls Bresiliidae et d'une ultime question : cette famille monogénérique peut-elle être rattachée à un groupe existant ou doit-on maintenir pour elle la superfamille des Bresilioida ?

Nous avons à plusieurs reprises insisté sur les caractères particuliers séparant les *Bresilia* des Disciadidae en notant au passage que certains de ces caractères les opposaient aussi à l'ensemble des Carides. Nous pensons cependant que cette originalité laisse apparaître des tendances qui permettent de revenir à l'hypothèse envisagée par CALMAN. En décrivant *Bresilia atlantica* comme espèce et genre nouveaux cet auteur avait discerné les remarquables traits de cette forme, avait fondé sur elle une famille, et avait conclu qu'elle se situait non

loin des Acanthephyridae (= Oplophoridae) et des Atyidac. En plaçant comme CALMAN les Bresiliidae à côté des deux familles précitées, en les considérant comme une famille aberrante d'Oplophorida, nous tenons compte des caractères suivants :

*Mandibule.* — La signification morphologique du lobe proximal de la mandibule reste douteuse. Rien d'exactly homologable n'est connu chez des Carides, mais on ne peut rejeter l'hypothèse que ce lobe équivaut à celui qui occupe une position correspondante chez les Diseiadiidae : ce peut être un processus molaire profondément modifié, ou un lobe sétigère beaucoup plus développé que chez les Atyidae.

Quoi qu'il en soit, cet appendice, avec ses caractères aberrants, n'apporte guère d'arguments pour ou contre l'inclusion des Bresiliidae parmi les Oplophorida.

*Maxille.* — L'endite distal est divisé en deux lobes et le proximal en un seul ; cependant ces lobes sont séparés par de plus profondes incisions et sont plus étroits que chez les Oplophoridae ; le proximal est aussi beaucoup plus long puisqu'il atteint l'aplomb de l'endite distal. Le scaphognathite est étroit et doté de très longues soies postérieures comme chez les Nematocarinidae.

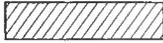
*Premier maxillipède.* — Chez les Carides, l'exopodite comprend habituellement une partie distale étroite, plus ou moins flagelliforme, et une partie proximale en général dilatée du côté externe, formant le lobe caridien ou lobe  $\alpha$ , considéré par BOAS comme caractéristique des Eucyphotes. Chez les *Bresilia* l'exopodite, dépourvu de toute partie flagelliforme, s'amincit régulièrement et modérément ; son extrémité arrondie est fortement recourbée du côté interne. Ce n'est que chez les Oplophorida que l'on observe une tendance à la régression de la partie flagelliforme et même sa disparition totale. Chez les Oplophoridae l'exopodite peut s'amincir brusquement et se terminer en une pointe assez longue, parfois pluriarticulée ; il peut aussi être plus ou moins tronqué et former à l'extrémité un angle aigu ou obtus pointant du côté interne ou même ne plus présenter aucune saillie anguleuse (cf. CROSNIER et FOREST, 1973, fig. 23 d : *Ephyrina figueirai*). Des variations identiques affectent le Pmx1 des Atyidae, où on trouve tous les degrés entre l'exopodite doté d'un long flagelle et celui de *Typhlatya galapagensis* Monod et Cals (1970, fig. 28-31) à extrémité régulièrement arrondie.

*Deuxième maxillipède.* — Aucune autre Caride ne possède un Pmx2 offrant aussi peu de différenciation de l'endopodite, à savoir un propode allongé, subcylindrique, avec un dactyle plus long que large et une articulation entre les deux articles perpendiculaire à leur axe commun. On observe une structure quelque peu similaire de l'endopodite chez les Pasiphaeoida. Cependant ceux-ci constituent un groupe homogène, probablement apparenté aux Oplophorida, mais chez lequel une partie des pièces buccales, Mx2 et Pmx1, entre autres, ont subi de profondes modifications que les Bresiliidae ne présentent à aucun degré. En fait, en dehors des Pasiphaeoida, les Carides chez lesquelles l'appendice en question offre des similitudes avec celui des Bresiliidae sont les Oplophorida et plus précisément des Oplophoridae : si certains d'entre eux ont un endopodite très fortement modifié, avec un propode court et un dactyle lenticulaire inséré très latéralement, d'autres comme les *Systellaspis* ou les *Ephyrina* (cf. CROSNIER et FOREST, 1973, fig. 23 e), ont un propode plus allongé, à dactyle plus digitiforme s'insérant relativement plus obliquement, et rappelant ainsi celui des *Bresilia*.

Les similitudes ou les analogies relevées dans la structure de certaines pièces buccales, pas plus que la présence d'exopodite sur les deux premiers péréiopodes ne peuvent être consi-

	NEMATOCARCINIDAE	BRESILIOIDAE	OISCIAIDAE	RHYNCHOCINETIDAE	EUGONATONOTIDAE
ALCOCK, 1901	Nematocarcinus				
BORRADAILE, 1907		Bresilia		Rhynchocinetes	
BALSS, 1927			Discias		
BURKENROAD, 1939					Eugonatonotus
HOLTHUIS, 1955		Bresilia + Lucaya			
BALSS, 1957					
YALDWYN, 1960				Rhynchocinetes + Eugonatonotus + Lipkuis	
THOMPSON, 1966	Nematocarcinus + Lipkuis			Rhynchocinetes	Eugonatonotus
FOREST		Bresilia	Oiscias + Lucaya		

  
 OPLOPHOROIDA

  
 BRESILIOIDA

  
 PASIPHAEOIDA

  
 PALAEMONOIDA

  
 PANDALOIDA

FIG. 14. — Position superfamiliale attribuée aux divers « Bresilioida » par les auteurs.

dérées comme des preuves décisives que les Bresiliidae sont bien des Oplophorida. Mais elles sont suffisantes cependant pour qu'on les rapproche plutôt de cette superfamille, dans l'attente d'une étude comparative méthodique des diverses Carides, étude qui aboutira sans doute à des regroupements quelque peu différents de ceux que l'on admet actuellement.

#### 4. Conclusion

Le tableau ci-contre (fig. 14) montre que, dans le passé, les familles qui allaient être associées aux Bresiliidae ont, suivant les auteurs, occupé des positions diverses dans la classification des Carides, et que leur contenu même a été discuté. Après les avoir confrontées nous avons abouti à des conclusions qui ne sont pas entièrement satisfaisantes ni définitives. Il semble bien que la superfamille des Bresilioida ne puisse être maintenue en raison de son caractère artificiel, mais, en ce qui concerne les affinités réelles des familles en question, des incertitudes subsistent et subsisteront jusqu'à ce que l'on connaisse de façon complète et détaillée la morphologie de toutes les Carides et que l'on dispose ainsi des éléments d'une étude comparative sérieuse.

Il est possible, sinon probable, que les groupements actuellement admis soient remaniés et qu'il soit nécessaire de créer de nouvelles superfamilles, mais pour l'instant, et pour des

raisons pratiques, il semble souhaitable de rattacher les ex-Bresilioida à des unités déjà reconnues.

Nous résumerons ci-après les principaux résultats d'un travail, qui, rappelons-le, a eu comme point de départ la description d'une nouvelle espèce de *Bresilia* et a conduit à placer ou replacer les Disciadidae, les Bresiliidae et les Nematocarinidae parmi les Oplophoroida, et les Eugonatonotidae et les Rhynchocinetidae dans les Palaemonoida.

— Les Disciadidae, qui perdent leur caractère de famille monogénérique par suite de l'inclusion du genre *Lucaya* précédemment classé parmi les Bresiliidae, ont été à l'origine rangés à côté des Oplophoridae (RATBUN, 1901), considérés comme apparentés aux Hippolytidae et aux Palaemonidae (KEMP, 1920), placés parmi les Oplophoroida (BALSS, 1927), pour finalement faire partie des unités groupées sous le nom de Bresilioida. Leur réintégration dans la superfamille des Oplophoroida est largement justifiée par les caractères de l'adulte et surtout par ceux des larves et postlarves (GURNEY et LEBOUR, 1941). Leurs particularités, notamment les modifications, coaptations et fusions d'articles observées sur les premières pattes thoraciques sont probablement liées à un mode de vie spécial : on sait que les *Discias* sont commensaux d'éponges.

— Les Bresiliidae ont été considérés comme apparentés aux Oplophoridae et aux Atyidae d'une part, aux Pasiphaeidae d'autre part, par leur auteur (CALMAN, 1896). Par la suite ils ont été inclus dans les Pasiphaeoida (BORRADAILE, 1907) jusqu'à ce que L. B. HOLTHUIS (1955) fonde sur eux une nouvelle superfamille.

Les Bresiliidae présentent des caractères qui les situent à part parmi les Carides mais nous avons montré qu'ils sont sans doute plus proches de certains Oplophoroida que de représentants d'autres groupes. Faut-il les considérer comme des formes peu évoluées ? CALMAN avait interprété comme un trait primitif la structure remarquable du deuxième maxillipède, dont le daetyle s'insère à l'extrémité distale du propode, et non latéralement, mais cette interprétation est discutable. En effet on retrouve une disposition assez semblable du dernier maxillipède chez les Pasiphaeidae, groupe qui apparaît comme fortement spécialisé par rapport à l'ensemble des Oplophoroida. Inversement, l'absence d'exopodite sur les trois dernières pattes thoraciques des *Bresilia* n'est pas nécessairement le signe d'un degré d'évolution plus élevé. La régression de certaines structures peut avoir des causes diverses, et en particulier être liée non pas à l'évolution générale d'une lignée mais à des causes adaptatives.

Il est bien difficile dans ces conditions de juger si les Bresiliidae sont des Carides primitives ou évoluées. Tout au plus peut-on émettre une hypothèse, c'est que leurs particularités correspondent à un mode de vie spécial, commensalisme avec des Coraux par exemple.

— Les Nematocarinidae, dont nous confirmons qu'ils comprennent, outre le genre *Nematocarinus* A. Milne Edwards, le genre *Lipkius* Yaldwyn, comme l'a observé J. R. THOMPSON, ont été rapprochés des Pandaloida par ALCOCK (1901), puis inclus dans les Oplophoroida (BORRADAILE, 1907). Contrairement à l'opinion de THOMPSON ils n'ont guère de points communs avec les Bresiliidae. C'est avec hésitation que nous les réintégrons dans un groupe où ils ont été placés surtout parce que leurs pattes thoraciques, la cinquième paire exceptée, étaient pourvues d'un exopodite. Ce caractère n'est pas déterminant et les Nematocarinidae diffèrent par ailleurs beaucoup des autres Oplophoroida, mais il n'existe pas non plus de raisons suffisantes pour les rattacher à des groupes avec lesquels ils présentent quelques ressemblances, tels les Pandaloida ou les Palaemonoida.

— Avant d'être considérés comme des Bresilioida, les Eugonatonotidae avaient été inclus dans les Oplophoroida (BURKENROAD, 1939) puis dans les Pandaloida (BALSS, 1957), alors que les Rhynehocinetidae, d'abord rangés dans les Palaemonoida (BORRADAILE, 1907), étaient ensuite rattachés aux Oplophoroida (BURKENROAD, 1939; BALSS, 1957). J. R. THOMPSON les avait exclus des Bresilioida, remplaçant les premiers dans les Oplophoroida et envisageant pour les seconds la création d'une superfamille intermédiaire entre les Oplophoroida et les Palaemonoida. Ces transferts reflètent les difficultés que présente l'incorporation de ces deux familles dans l'un ou l'autre des grands groupes de Carides. En les plaçant toutes deux parmi les Palaemonoida, nous savons que cette position n'est rien moins que certaine, mais nous tenons compte, d'une part, de l'existence chez l'une et chez l'autre d'un certain nombre de caractères observés dans cette superfamille et, d'autre part, de certaines affinités qu'elles présentent entre elles et qui justifient leur intégration dans un même groupe.

## INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ALCOCK, A., — 1901. — A descriptive Catalogue of the Indian Deep-sea Crustacea Decapoda Macrura and Anomala, in the Indian Museum. Being a revised Account of the Deep-sea Species collected by the Royal Indian Marine Survey Ship Investigator. Calcutta : 1-286, 1-IV, pl. 1-3.
- BALSS, H., 1925. — Macrura der Deutschen Tiefsee-Expedition. 2. Natantia. Teil A. *Wiss. Ergebn. dt. Tiefsee-Exped. « Valdivia »*, **20** : 217-315, fig. 1-75, pl. 20-28.
- 1927. — Decapoda. *In* : Kükenthal und Krumbach, Handbuch der Zoologie. Bd. 3, 1. Hft : 840-1038, fig. 903-1119.
- 1957. — Decapoda. *In* : Dr. H. G. BRONNS, Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Fünfter Band, I. Abteilung, 7. Buch, 12. Lief. : 1505-1672, fig. 1139-1199.
- BORRADAILE, L. A., 1907. — On the classification of the decapod Crustacea. *Ann. Mag. nat. Hist.*, **7** (19) : 457.
- BRUCE, A. J., 1970. — Occurrence of the shrimp *Discias exul* Kemp, 1920 (Decapoda, Natantia, Disciidae) on the Great Barrier Reef, Australia. *Crustaceana*, **18** (3) : 315-317, fig. 1.
- 1975. — On the occurrence of *Discias atlanticus* Gurney, 1939, in the western Indian Ocean (Decapoda, Caridea). *Crustaceana*, **29** (3) : 301-304, fig. 1-3.
- 1976. — *Discias mitae* sp. nov., a new sponge associate from Kenya (Decapoda, Natantia, Disciidae). *Crustaceana*, **31** (2) : 119-130, fig. 1-5.
- BURKENROAD, M. D., 1939. — Some Remarks upon Non-Peneid Crustacea Decapoda. *Ann. Mag. nat. Hist.*, **11** (3) : 310-318.
- CALMAN, W. T., 1896. — On Deep-Sea Crustacea from the South West of Ireland. *Trans. R. Ir. Acad.*, **31** (1) : 1-20, pl. 1-2.
- CHACE, F. A., JR., 1939. — Reports on the Scientific Results of the First Atlantis Expedition to the West Indies, etc. Preliminary Descriptions of One New Genus and Seventeen New Species of Decapod and Stomatopod Crustacea. *Mems Soc. cub. Hist. nat. « Felipe Poey »*, **13** (1) : 31-54.
- 1940. — Plankton of the Bermuda Oceanographic Expeditions. IX. The Bathypelagic Caridean Crustacea. *Zoologica, N. Y.*, **25** (2) : 117-209, fig. 1-64.
- CROSNIER, A., et J. FOREST, 1973. — Les Crevettes profondes de l'Atlantique oriental tropical. *In* : Faune Tropicale, XIX, ORSTOM : 1-409, fig. 1-124, tabl. I-XII.
- FOREST, J., et Ph. CALS, 1976. — Description d'une deuxième espèce du genre *Bresilia* Calman, *B. corsicana* sp. nov. Comparaison avec *B. atlantica* Calman. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3<sup>e</sup> sér., n<sup>o</sup> 453, Zool. 316 : 549-565.

- GURNEY, R., 1939. — A new species of the Decapod Genus *Discias* Rathbun from Bermuda. *Ann. Mag. nat. Hist.*, **11** (3) : 388-393, fig. 1-2.
- GURNEY, R., et M. V. LEBOUR, 1941. — On the Larvae of certain Crustacea Macrura, mainly from Bermuda. *J. Linn. Soc.*, (Zool.), **41** (277) : 89-181, fig. 1-26.
- HOLTHUIS, L. B., 1951. — The Caridean Crustacea of Tropical West Africa. *Atlantide Rep.*, **2** : 7-187, fig. 1-34.
- 1955. — The recent genera of the Caridean and Stenopodidean shrimps (Class Crustacea, Order Decapoda, Supersection Natantia) with keys for their determination. *Zool. Verh., Leiden*, **26** : 1-157 ; fig. 1-105.
- KEMP, S., 1910. — The Decapoda Natantia of the Coasts of Ireland. *Scient. Invest. Fish. Brch Ire.*, 1908, **1** : 3-190, pl. 1-23.
- 1920. — Notes on the Crustacea Decapoda in the Indian Museum XIV. On the occurrence of the caridean genus *Discias* in Indian Waters. *Rec. Indian Mus.*, **19** : 137-143, fig. 1-3, pl. 8.
- LEBOUR, M. V., 1948. — Some New Decapod Crustacea from Bermuda. *Proc. zool. Soc. Lond.*, **118** : 1107-1117, fig. 1-6.
- MONOD, Th., 1939. — Sur quelques Crustacés de la Guadeloupe (Mission P. Allorge, 1936). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 2<sup>e</sup> sér., **11** : 557-568, fig. 1-11.
- MONOD, Th., et Ph. CALS, 1970. — Sur une espèce nouvelle de crevette cavernicole : *Typhlatya galapagensis* (Decapoda Natantia ; Atyidae) VI. In : Mission zoologique belge aux îles Galapagos et en Ecuador (N. et J. Leleup, 1964-1965), II : 57-103, fig. 1-67.
- RATHBUN, M. J., 1902. — Papers from the Hopkins-Stanford Galapagos Expedition 1898-1899. VIII. Brachyura and Macrura. *Proc. Wash. Acad. Sci.*, **4** : 275-292, fig. 1-4, pl. 12.
- THOMPSON, J. R., 1966. — The Caridean superfamily Bresilioidea (Decapoda Natantia). A revision and a discussion its validity and affinities. *Crustaceana*, **11** (2) : 129-140, fig. 1-5.
- WILLIAMSON, D. I., 1970. — On a collection of planktonic Decapoda and Stomatopoda (Crustacea) from the east coast of the Sinai peninsula, Northern Red Sea. *Bull. Sea Fish. Res. Stn Israel*, (56) : 3-48, fig. 1-31.
- YALDWYN, J.C., 1960. — Crustacea Decapoda Natantia from the Chatam Rise : A Deep Water Bottom Fauna from New Zealand. Biological Results of the Chatham Islands 1954 Expedition. *Bull. N.Z. Dep. scient. ind. Res.*, **139** (1) : 13-53, fig. 1-10.

*Manuscrit déposé le 16 février 1977.*

*Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3<sup>e</sup> sér., n<sup>o</sup> 475, juillet-août 1977,  
Zoologie 332 : 869-888.

*Achévé d'imprimer le 15 décembre 1977.*